云 南 植 物 研 究　1993; **15** (2): 163—166
**Acta Botanica Yunnanica**

# 鹅掌楸属花粉的超微结构研究及系统学意义

韦仲新　吴征镒

(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

**摘要** 本文对鹅掌楸属 *Liriodendron* L.的花粉除了进行光学显微镜及扫描电镜的观察外, 还借助透射电镜对其花粉壁作了深入的超微结构研究。研究结果表明:1)分布于东亚和北美的种类有截然不同的外壁纹饰。东亚种为穴网状纹饰; 北美种为皱疣状纹饰。2) 纹饰特征可作为区分这两个从形态学上难以区分的"种对"的可靠依据。3) 根据花粉壁纹饰的演化规律, 表明具穴网状纹饰的"鹅掌楸"*L. chinense* 较之具皱疣状纹饰的"北美鹅掌楸"*L. tulipifera* 更为原始。4) 从花粉壁的超微结构看, 鹅掌楸属花粉外壁可明显区分为复盖层和柱状层, 而木兰科其它大多数类群的花粉外壁尚无明显结构分化, 即未分化成明显的复盖层和柱状层, 仅有复盖–颗粒状结构的分化。根据花粉壁的演化过程是从无结构向有结构层分化这一规律, 说明鹅掌楸属是木兰科中较为进化的类群。并且由于其外壁结构与木兰科大多数其它类群的外壁结构表现出如此大的差异, 孢粉学上支持把鹅掌楸属作为木兰科中的亚科处理。

**关键词** 鹅掌楸属; 花粉形态; 超微结构

# POLLEN ULTRASTRUCTURE OF LIRIODENDRON AND ITS SYSTEMATIC SIGNIFICANCE

WEI Zhong–Xin,　WU Zheng–Yi

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica*, Kunming 650204)

**Abstract** Exine sculpture of pollen grains is the distinctive and reliable character to classify the two species of *Liriodendron* L.i.e., *L. chinense* with foveolate–reticulate sculpture and *L. tulipifera* with rugulate–verrucate sculpture. According to the evolution of pollen sculpture, the foveolate–reticulate pollen of *L. chinense* is more primitive than the rugulate–verrucate pollen of *L. tulipifera*. Ultrastructure of pollen wall shows that the tectate–columellae pollen of *Liriodendron* is rarer structure type within Magnoliaceae and is more advanced than the atectate type and tectate–granular structural type of most taxa of Magnoliaceae. Palynology supports to treat the genus *Liriodendron* as a subfamily.

**Key words** *Liriodendron*; Pollen morphology; Ultrastructure

鹅掌楸属 *Liriodendron* L. 为木兰科中的一个小属, 仅 2 种,一种产中国长江以南至印度支那, 名为鹅掌楸 *Liriodendron chinense* Sarg. 另外一种产北美东部及东南部, 叫北美鹅掌楸 *L. tulipifera* 英文名为 tulip–tree。本属是植物分布区类型中比较典型的东亚–北美间断分布的例子 [1,2] 。它在木兰科中比较特殊, 从叶形、气孔类型。花药特征以及果实等都与木兰科其它类群不同 [3] 。本属的两个种从形态上也

1991–11–14 收稿, 1992–03–02 修回

难于区分，尽管有些作者认为可以从叶的裂片，叶背面是否具乳头状白粉和花丝的长短区分[4]；或者从花被片基部是否具橙色斑点加以区分[5]。然而，根据作者对昆明和北美东南部的种类的仔细观察，在这两个种中，除了北美鹅掌楸花被基部颜色(橙黄色)较鹅掌楸的深而明显外，其它形态特征是多变的，不稳定的，而唯有花粉外壁的纹饰特征是区分这2个种的可靠依据。

有关该属花粉形态的研究，国内仅对鹅掌楸作过光学显微镜的简单观察[6,7]；国外也只对北美鹅掌楸作过扫描电镜的观察[8]。至于该属花粉壁的超微结构的研究以及鹅掌楸的扫描电镜的观察均未见报道。有些作者由于未对该属的全部种类进行系统的观察研究，以至错误地下结论说：鹅掌楸属花粉是木兰科中最为独特的花粉类型之一，因为其花粉具明显的皱疣状纹饰"[8]。他以"皱疣状纹饰"代表整个鹅掌楸属花粉的纹饰特征，并作为与木兰科其它类群相区别的显著特征。其实，产于中国的鹅掌楸其纹饰非皱疣状，而是穴-网状纹饰，正好与木兰科多数类群的花粉纹饰相类似，如 *Magnolia* L., *Manglietia* Bl., *Michelia* L. *Alcimandra* Dandy 等属的多数种类均为穴状或穴-网状、拟网状、细网状纹饰等[7,8]。只是其花粉外壁结构与木兰科多数类群的外壁结构有显著差异（上已述)。本文从光学显微镜、扫描电镜及透视电镜对该属的所有种类作了详尽而清晰的观察，并结合其系统演化问题进行了深入的探讨；同时，从花粉外壁结构的演化规律，与木兰科其它类群进行了比较，讨论了鹅掌楸属在木兰科中的地位问题。此外，还通过花粉形态，尤其外壁纹饰等特征的比较，探讨其区系起源问题。

## 材料与方法

鹅掌楸 *L. chinese* 花粉系中山大学叶创兴先生提供，标本号张宏达 5309，产于江西庐山；北美鹅掌楸 *L. tulipifera* 则系作者采自美国西南路易斯安那大学校园。

花粉先经5%的KOH处理，然后按G.额尔特曼方法进行醋酸酐分解和制作花粉玻片。花粉大小的测定以20粒花粉为准。取其最大、最小和平均值。扫描材料的制备为：把业已分解处理的花粉水洗后，用酒精脱水，然后把经过2—3次100%酒精处理的花粉（酒精花粉混合液）滴于样品台上，喷膜和观察照相。所用电镜为S-450。透射电镜材料按下法制备：把经醋解处理的花粉用1%的琼脂进行预包埋，并用从30%到100%的酒精系列逐级脱水，最后再用100%的丙酮脱水2—3次。经丙酮脱水的花粉琼脂用Spurr低粘度树脂包埋材料进行渗透和包埋。先是把已脱水的花粉用1：1的丙酮和Spurr包埋剂混合液渗透约1小时，然后加入等量的Spurr包埋剂。静置1小时后，倒去混合液，加入纯的包埋剂再渗透1—2小时。最后把经渗透好的花粉琼脂取下少许作成包埋块，置于70℃的烘箱中烘8小时，使之包埋块完全聚合与固化。包埋块经修理后用玻璃刀于超薄切片机下切片。所得的切片用1%$KMnO_4$进行染色。最后用H-600型透射电镜进行观察照相。

## 结果与讨论

### 1. 花粉形态特征及外壁超微结构

1) *鹅掌楸花粉形态特征* 花粉粒异极，两侧对称，极面观椭圆形至长椭圆形，赤道面观船形，另一赤道面观近肾形。极轴30.6—38.3$\mu$m，最长赤道轴61.2—76.5$\mu$m.具一远极沟。沟长，几乎达两端。外壁厚，外层远厚于内层。光学显微镜下，外壁表面具网状或皱疣状纹饰。电镜下则有穴-网状及皱疣状之分。两个种的花粉特征区别如下：

鹅掌楸：花粉极轴36.2（33.2—38.3）$\mu$m；最长赤道轴65.8（61.2—68.9）$\mu$m。外壁表面为穴-网状纹饰（图版I：A，B，E，G）；而北美鹅掌楸：花粉极轴34.7（30.6—38.3）$\mu$m；最长赤道轴67.8（63.8—76.5）$\mu$m。外壁表面为皱疣状纹饰（图版I：C，D，F，H，HH）。

2) *鹅掌楸属花粉外壁的超微结构* 该属 2 个种的花粉外壁的超微结构极其一致，均可分为具纹饰的外壁外层及不具纹饰的外壁内层。外壁超薄片经高锰酸钾染色后没有显示出颜色深浅的不同，相反，所有的外壁层次均染成均一的颜色。这说明外壁完全由相当于外壁 1 的物质分子组成，而缺乏外壁 2。这与大多数木兰科花粉的外壁是一致的[8]。但是，鹅掌楸属的花粉外壁有复盖层、柱状层和基层之分，尤其柱状层的分化和发育在木兰科中是少见的。木兰科多数类群的花粉外壁是无明显结构的，即无明显的复盖层和柱状层的分化；或者只分化为颗粒状的结构。由此逐渐演化出比较原始的颗粒柱状层结构以及发育较好的柱状结构。鹅掌楸属正属于后一类型，它已具有发育良好的柱状层。这表明鹅掌楸属在木兰科中是比较进化的，与形态学上表现的进化特征相一致。

**2. 问题与讨论**

1)*从花粉形态特征看鹅掌楸属的区系起源及演化* 正如前面所述，鹅掌楸属是间断分布于东亚和北美地区(尤其亚热带)的洲际间断分布的典型例子。其近代分布中心也仅是东亚和北美东部和东南部。在我国，广大的亚热带地区都有其分布，而云南东南部则为其最西的分布界限[1]。这种分布格局只说明了东亚和北美洲在地史上的密切关系。然而，鹅掌楸属是起源东亚还是北美？或者说究竟是哪一种鹅掌楸更为原始？它们又怎样形成目前的分布格局？

要回答这个问题，似乎最好从化石上去找根据。然而，我们对于鹅掌楸化石的研究实在太少了，除了已知其化石发现于渐新世外，其它一无所知。要从外部形态特征去找答案更不可能，因为两者的形态特征太一致了。幸而花粉形态特征为我们提供了新的线索和解决这个问题的钥匙。那就是通过分析花粉形态特征尤其是花粉外壁表面的纹饰演变规律，去探讨和阐明哪一种鹅掌楸为原始？哪一种为进化？因为这两个分布间断的种具有截然不同的外壁纹饰特征。鹅掌楸为穴–网状；北美鹅掌楸的为皱疣状。美国学者 J.Walker 对 36 个科的原始被子植物花粉进行了比较分析后，认为其外壁纹饰的一般演化规律为由外壁光滑，无任何纹饰→具穴状（或蜂巢状）纹饰，和具沟（槽）状纹饰→表面粗糙不平（疮痂状纹饰）→疣状、芽胞状纹饰→具棒状、基柱状、刺状纹饰→皱波状、网状和条纹状纹饰[8]。他把纹饰共分成 12 种类型。根据上述演化规律，不难看出，具穴状（或穴–网状）的鹅掌楸要比具皱疣状纹饰的北美鹅掌楸原始。其实，只要仔细察看北美鹅掌楸的花粉纹饰，可以看到在疣块间或疣块内部都有不少的穴状或蜂巢状结构，只是其花粉表面远不如鹅掌楸的花粉表面平滑，小穴的分布也不如后者均匀。而且北美鹅掌楸的花粉外壁上形成大小和形状都很不一致的皱脊或皱块，高低错落，有的呈疣瘤状，有的为节状，故其外壁纹饰显得较复杂。鹅掌楸的则较简单，不仅表面较平滑，而且网脊形状较一致，只是小穴或网眼的大小有所不同。很可能，在鹅掌楸属的演化过程中曾出现过许多中间类型，这些中间类型的鹅掌楸，其花粉纹饰处于鹅掌楸和北美鹅掌楸纹饰之间，换句话说，它们的纹饰比鹅掌楸的纹饰要复杂，但比北美鹅掌楸的纹饰要简单些。在漫长的历史过程中，由于气候等条件的变化，中间类型逐渐消失，最后只留下现在这两个极端种类。据资料记载，本属在新生代有 10 种，分布广，到第四纪冰期后大部分绝迹，故只留下这两个种[4]。

从东亚所产的鹅掌楸比北美产的北美鹅掌楸较原始这一结论出发，说明鹅掌楸属最初起源于东亚地区，后来才向其它方向扩散，并且在第三纪温暖时期以前就完成了它们的分布区。从而进一步证实了吴征镒教授 30 多年前所下的“其为第三纪古热带植物区系的残余种类”这一结构的正确性。

2) *从鹅掌楸属花粉壁的超微结构特征探讨其在木兰科中的系统地位* 鹅掌楸属花粉外壁有复盖层、柱状层和基层的明显分化（图版 I：E—H）。其中复盖层较厚，基层则很薄，而柱状层居中，但比基层明显地厚。在木兰科中有如此发育良好柱状层的类群实在未见有记载。相反，木兰科中多数类群的花粉外壁是无结构的分化；或只有复盖–颗粒状结构的分化[8]。Walker J.在“原始被子植物花粉外壁的演化意义”一文中指出，就花粉壁的结构看，木兰科比其它任何一科的变化都大。他认为无结构–颗粒状(atectate–granular) 的外壁似乎是最原始的，而大多数木兰科花粉外壁结构为颗粒状的。该科某些成员

通过包围在外壁层内的间隙的发育，逐渐形成小柱；但有的种类其小柱的形成是通过球状颗粒的相互联合而达到。他还指出，该科若干分类群的花粉粒似乎处于柱状结构演化过程的各个不稳定时期。这些推测性的初始期小柱往往被观察到或多或少与外壁内层和复盖层倾斜排列。而且还观察到一些球形颗粒与多少发育良好的小柱掺杂在一起[8]。(见该文图版 13–C；14–C)。由此可见，鹅掌楸属的发育良好的柱状结构是在原始柱状结构的基础上进一步演化来的，它经历了无结构层的分化→柱状结构演化的各个不稳定时期。它是木兰科中少有的较为进化的类群。

鉴于鹅掌楸属花粉外壁结构的特殊性及其与木兰科其它类群在叶形、气孔类型、花药特征及果实等的差异，作者支持把鹅掌楸属提升作为亚科处理。

**致谢** 本研究工作得到国家自然科学基金资助。研究工作完成于美国西南路易斯安那大学电子显微镜研究中心。研究过程中该研究中心不仅提供研究所需一切仪器设备，而且给予技术上的热情指导和帮助。

## 参 考 文 献

[1]《中国自然地理》编委会（吴征镒、王荷生编）.中国自然地理—植物地理(上)。北京：科学出版社，1983.

[2] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究(增刊Ⅳ) 1991:1—6

[3] Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press. 1981:49—52

[4] 西南林学院，云南省林业厅. 云南树木图志(上册). 昆明:云南科技出版社. 1988:217—220

[5] Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants (2nd edition). The New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458 USA. 1988:77

[6] 中国科学院植物研究所形态室孢粉组. 中国植物花粉形态. 北京：科学出版社. 1960:169

[7] 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组，华南植物研究所形态室. 中国热带亚热带被子植物花粉形态. 北京:科学出版社，1982:199

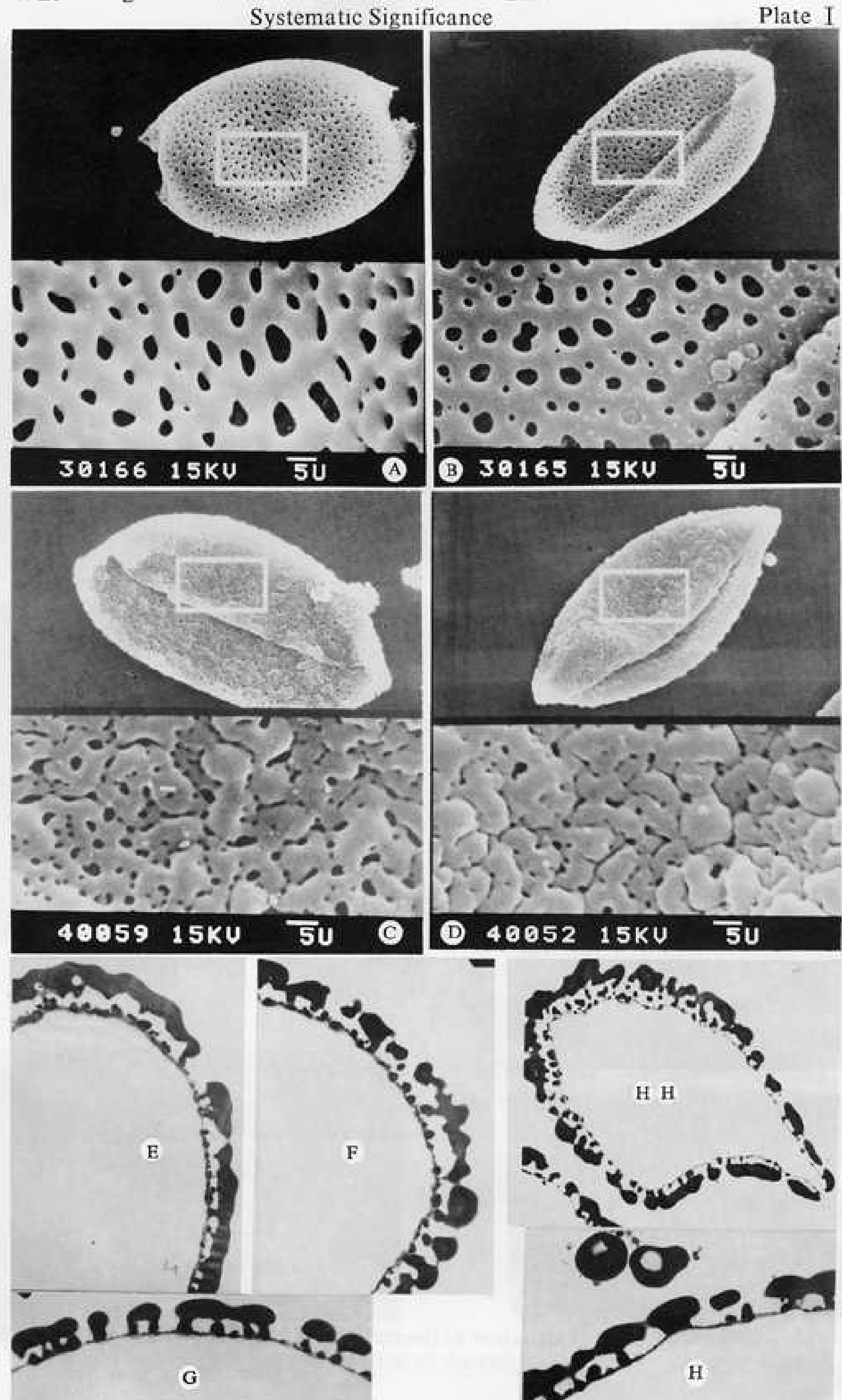
[9] Walker J W. Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. Linnean Society Symposium Series Number 1. Academic Press. Royal Botanic Gardens Kew. 1976:251—308

## 图 版 说 明

I: A,B. 鹅掌楸花粉，示其穴–网状纹饰；C,D 北美鹅掌楸，示其皱疣状纹饰；E,G. 鹅掌楸的花粉壁，超薄切片图.E×3300; G×5330; F,H,HH. 北美鹅掌楸花粉壁超薄切片，F×3300; H×5330; HH×2670

## Explanation of plate

A,B: *Liriodendron chinense*, showing foveolate–reticulate sculpture; C,D: *L.tulipifera*, showing rugulate–verrucate; E,G: *L. chinense*, E×3300, G×5330; F,H,HH: *L. tulipifera*, F×3300, H×5330, HH×2670




See explanation at the end of text